Kerne, Nukleolen und Plasmabewegungen in den Blasenzellen von *Mesembryanthemum cristallinum*[1]

Von

Karl Linsbauer

korr. Mitglied d. Akad. d. Wiss.

(Mit 18 Textfiguren)

(Vorgelegt in der Sitzung am 14. Jänner 1932)

Meine Beobachtungen über die Rotationsströmung des Cytoplasmas in den Internodialzellen von *Chara* (1929) veranlaßten mich, auch einen ausgesprochenen Fall einer Zirkulationsströmung einer eingehenderen Untersuchung zu unterziehen. An entsprechenden Objekten ist kein Mangel, doch schien es mir in mancher Beziehung von Vorteil, Beobachtungen an tunlichst großen Zellen anzustellen. Meine Wahl fiel daher auf die bekannten epidermalen Blasenzellen von *Mesembryanthemum cristallinum*, die eine unter Umständen sehr schön ausgeprägte Zirkulationsströmung aufweisen, aber in dieser Hinsicht noch keiner genaueren Untersuchung unterworfen wurden.

Schon die ersten orientierenden Beobachtungen ließen neben der Plasmaströmung noch eigentümliche Gestaltsänderungen und Bewegungsvorgänge an Kern und Nukleolen erkennen, die vielleicht in einem Zusammenhange mit der strömenden Bewegung zu stehen schienen, weshalb auch über sie berichtet werden soll.

Die großen, schon mehrfach beschriebenen Blasenzellen (Volkens 1887, Haberlandt 1924, p. 108, weitere Literatur bei Solereder 1899, p. 468), welche Blatt und Achse bedecken, stellen jedenfalls die Basalteile reduzierter Trichome dar, was sich schon daraus mit großer Wahrscheinlichkeit ergibt, daß sie gelegentlich in ihrer Mitte oder exzentrisch einen papillösen Fortsatz aufweisen. Die fast hyalinen und daher gut durchsichtigen Blasenzellen erscheinen auf der Lamina in der Flächenansicht schwach elliptisch oder fast kreisrund, über den Nerven, an Blattstielen und Achsen in der Organrichtung stärker gestreckt und walzenförmig. An den Stengelteilen nähern sie sich einander bis zur gegenseitigen Berührung und schieben sich dabei derart ineinander, daß sie die reichlich mit Spaltöffnungen versehene Epidermis fast völlig über-

[1] Die vorliegende Untersuchung stellt nur eine Vorarbeit im Rahmen eines allgemeineren Problems dar. Die Durchführung dieser und der für einen späteren Zeitpunkt in Aussicht genommenen experimentellen Untersuchungen wurde durch Gewährung einer Subvention der Akademie aus den Erträgnissen des Wedl-Legates ermöglicht, wofür ich auch an dieser Stelle ergebensten Dank sage.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

decken. In dem dadurch bedingten Transpirationsschutz liegt vielleicht auch ihre biologische Bedeutung. Dagegen dürften sie wegen der Starrheit ihrer Membran als Wasserspeicher kaum in Betracht kommen, wie es Haberlandt anzunehmen geneigt ist. Es ist jedenfalls auffällig, daß diese zartwandigen und prall gespannten Zellen selbst beim Anschneiden kaum kollabieren.

Um eine Vorstellung über die Größenverhältnisse der Zellen zu geben, seien einige Maße in Millimetern angegeben, die aber keinen Anspruch darauf machen, die Variabilität in den Dimensionen tatsächlich zu erfassen.[1]

	Länge		Breite		Höhe	
	Grenzw.	Mitte	Grenzw.	Mittel	Grenzw.	Mittel
Blattoberseite	0·45 0·30	0·39	0·227 0·144	0·194	0·120 0·060	0·09
Blattunterseite	0·675 0·480	0·555	0·420 0·225	0·345	0·210 —	0·165
Junge Achse	1·695 1·080	1·395	0·510 0·450	0·465	0·60 0·255	0·39
Ältere Achse	2·70 1·165	2·325	0·825 0·525	0·72	0·60 0·465	0·51

I.

Wenden wir unsere Aufmerksamkeit dem Protoplasten zu, so fällt zunächt der Zellkern durch seine Größe und Gestalt auf, namentlich dann, wenn er der dem Beschauer zugewendeten Wand genähert ist. Häufig ist er jedoch der Wölbung einer Wand derartig angeschmiegt, daß er in vivo nur undeutlich zu erkennen ist oder sich selbst der Sicht ganz entzieht. Er liegt regelmäßig etwa in der Zellmitte; an den Zellenden habe ich ihn überhaupt nie angetroffen. Zumeist ist er, an Plasmasträngen suspendiert, einer Wand mehr oder weniger genähert, bisweilen ist er dem Plasmabelag angepreßt, aber auch in diesem Fall gehen von seiner Oberfläche Plasmafäden aus, die ihn mit dem Plasmabelag verbinden und sich in diesem verlieren. Betrachtet man die Blasenzellen an einem Flächenschnitt von oben und liegen die Kerne der unteren Wand genähert, so geht von ihnen bisweilen ein ganzer Strahlenkranz von Plasmafäden aus, die sich über diese Wand verbreiten. Einzelne Plasmafäden durchsetzen aber auch, vom Kerne ausgehend, die Vakuole nach allen Richtungen und finden ihren Anschluß an verschiedene Stellen des Wandbelages.

[1] Diese und andere Messungen wurden von Frl. Dr. Scheitterer durchgeführt, die mich auch sonst bei Dauerbeobachtungen vielfach unterstützte, wofür ich ihr an dieser Stelle herzlichen Dank sage.

Die klarsten Bilder erhält man an radialen Längsschnitten durch die Achse, wenn die Zellkerne der dem Objektiv zugewendeten Seitenwand intakt gebliebener Zellen genähert sind. In solchen Fällen ist auch der Ansatz der Plasmastränge an die Kernoberfläche am deutlichsten zu erkennen.

Was das Cytoplasma betrifft, so will ich mich an dieser Stelle auf wenige Bemerkungen beschränken; auf die Bewegungsvorgänge und Strukturen des Plasmas werden wir an anderer Stelle ausführlicher zu sprechen kommen. Im Wandbelag liegen zerstreut blaß tingierte oder ganz farblose Plastiden. Nur ganz ausnahmsweise konnte ich eine eigenartige Plasmastruktur beobachten. Sie besteht in dem Auftreten isolierter Plasmamassen verschiedener Größen, die einen kreisrunden oder elliptischen Umriß aufweisen und scheibenförmig oder flach linsenförmig gestaltet sind. Ich hielt sie anfänglich für »intrazelluläres« Plasma, wie ich es bei früherer Gelegenheit in *Chara*-Internodien beobachten konnte (K. Linsbauer 1929, Küster 1929). Hier liegen Plasmaballen von kugeliger oder ellipsoidischer Gestalt zweifellos im Saftraum der Zelle und werden durch die Strömung passiv in Rotation versetzt. Im vorliegenden Falle ist ihre Lage schwer festzustellen. Ich beobachtete sie einmal in größerer Zahl der nach unten gekehrten Wand anliegend. Ob sie indessen einfach infolge ihrer Schwere abgesunken sind und lediglich dem plasmatischen Wandbelag anliegen oder ob sie diesem selbst angehören, ließ sich nicht unmittelbar mit Sicherheit entscheiden. Die Ebene der Chloroplasten lag jedenfalls tiefer; sie könnten somit höchstens nur einer inneren Plasmaschichte zugehören, falls sie nicht doch intrazelluläres Plasma darstellen. Gegen diese letztere Deutung spricht aber ihr weiteres Verhalten. Die »Plasmascheibchen«, wie wir sie nennen wollen, sind nicht unbeweglich, aber doch sehr träge. Sie zeigen nicht nur eine langsam verlaufende Drehung nach rechts oder links. auch ihr gegenseitiger Abstand erleidet fortdauernd eine Verschiebung, die bald langsam und unmerklich, bald aber eine Strecke hin mit beträchtlicher Geschwindigkeit vor sich gehen kann.

In Fig. 1 sind drei solcher Plasmascheibchen, die nahe nebeneinander lagen, dargestellt, um die Größen und Strukturverhältnisse anschaulich zu machen. Sie waren schon unmittelbar nach der Präparation sichtbar, können sich also jedenfalls nicht unter dem Einfluß des Einschlußmediums gebildet haben. Ihr Verhalten wurde in der Zeit von $11^h\,35$ bis $1^h\,15$ dauernd verfolgt. Das größere Klümpchen, das sich im Laufe der Zeit zur Scheibenform abgerundet hatte, änderte seine Lage allmählich in gleichem Sinne wie die übrigen, erfuhren aber plötzlich (12^h) eine sehr energische Verschiebung, bei der es etwa innerhalb einer Minute einen Weg von $0{\cdot}09\,mm$ zurücklegte, was einer Geschwindigkeit von $0{\cdot}0015\,mm/sek$ entspricht. Diese Bewegung kann ihm natürlich weder durch die Strömung in den Plasmasträngen noch durch die Vakuolenflüssigkeit, an der überhaupt keine Bewegung nachweisbar ist, aufge-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

zwungen sein, sie ist vielmehr offenbar auf plötzliche Verschiebungen der inneren Plasmaschichte zurückzuführen. Sie könnte sich aber auch in dem Falle einstellen, daß die Plasmascheibchen dieser Schichte nur aufliegen und durch sie passiv verlagert werden.

Ein anderer Umstand scheint mir aber dafür zu sprechen, daß es sich nicht um isolierte Plasmapartien handeln kann, die in den Zellsaft geraten sind, nämlich der dauernde Wechsel ihrer Struktur. Im allgemeinen besitzen sie einen typisch »spumoiden« Bau. Namentlich in den Randpartien treten kleine Vakuolen, die oft einen regelmäßigen Saum bilden, deutlich hervor, während ihre mittlere Zone meist dichter und körnchenreich erscheint. Sie sind in andauernder Veränderung begriffen, verschwinden, bilden sich wieder neu und wachsen oft zu beträchtlicher Größe heran, so daß sie sich blasenförmig über den Rand vorwölben. Das ist aber nicht die einzige Veränderung, die an diesen Gebilden vor sich geht. Die

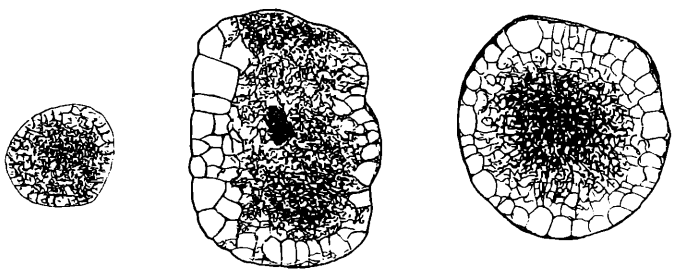

Fig. 1. Plasmascheibchen verschiedener Größe mit Spumoidstruktur.

Körnchen oder Tröpfchen in den dichteren Anteilen können in Bewegung geraten, die nach Richtung und Geschwindigkeit wechselt; sie besteht in einer unregelmäßigen Verlagerung der Teilchen und ist wohl lediglich als eine Emulsionsbewegung, keinenfalls als Brown'sche Molekularbewegung aufzufassen. Dieser ständige Form- und Strukturwechsel weist wohl auf einen intensiven Stoffwechselvorgang hin, der in diesen Plasmapartien vor sich geht. Derartige Veränderungen sind aber an einem intrazellulären Protoplasma nicht zu erwarten. Ich schließe daraus, daß diese Gebilde Plasmaansammlungen innerhalb des Wandbelages darstellen. Über ihre Bildungsweise vermag ich nichts Bestimmtes anzugeben. Vielleicht handelt es sich um Plasmaanhäufungen, wie sie sich auch im Verlauf der strömenden Plasmafäden bei einer vorübergehenden Stauung ausbilden können, die aber aus irgendeinem Grunde – vielleicht infolge einseitigen Reißens der Plasmastränge — in das wandständige Plasma eingezogen werden, ohne in dieses aufzugehen. Möglicherweise bilden sie sich bei einer Zerrung der Zelle infolge der Präparation.

II.

An den Zellkernen fällt zunächst der Mangel einer scharfen Umgrenzung auf. In vivo ist jedenfalls keine Kernmembran zu

erkennen, es sieht vielmehr aus, als würden die Plasmastränge, an denen der Kern suspendiert ist, unmittelbar von seiner Oberfläche ausgehen. Nur an den Stellen, an die keine Plasmafäden ansetzen, ist seine Oberfläche schärfer begrenzt, doch ist auch hier keine Grenze zwischen Kern und Kerntasche zu erkennen.

Der Umriß der Zellkerne ist dementsprechend im allgemeinen sehr unregelmäßig, Gestaltsänderungen, die sich oft innerhalb kurzer Zeit bemerkbar machen, sind eine gewöhnliche Erscheinung und müssen wohl als amöboid bezeichnet werden. Sind die Kerne der dem Beschauer zugewendeten Wand angeschmiegt, so sind sie oft

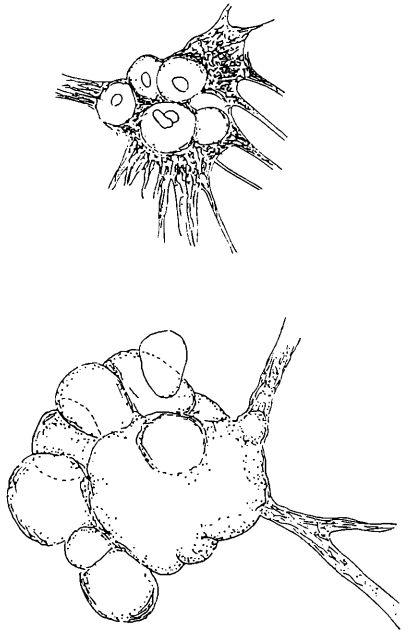

Fig. 2. Vakuolenbildung an der Kernoberfläche.
Oben: Die Nukleolen durchschimmernd.

geradezu hauchdünn, liegen sie frei in der Vakuole suspendiert, so erscheinen sie kleiner, aber massiger. Bisweilen bieten die Kerne ein blasiges Aussehen, doch ist es nicht immer mit Sicherheit zu entscheiden, ob die Substanz des Kernes selbst vakuolisiert ist oder ob die Vakuolisierung, was ich für wahrscheinlicher halte, im umhüllenden Cytoplasma auftritt (Fig. 2).

Ein besonderes Interesse beanspruchen die Nukleolen, die in wechselnder Zahl und Form auftreten. Oft sind sie kugelig bis ellipsoidisch, bisweilen oblong, schollenförmig oder wurstförmig, stellenweise eingeschnürt, bisweilen gekrümmt. Am häufigsten sind 3 bis 4 Nukleolen anzutreffen, bisweilen steigt aber ihre Zahl auf

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

7 bis 9. Einen solchen Reichtum an Nukleolen ist man nur in Zellen mit intensivem Stoffwechsel, wie z. B. bei Drüsenkernen, zu sehen gewohnt. Die Verschiedenheit der Zahl spricht dafür, daß sie nicht die »Primärzahl« (Heitz 1931) darstellt, daß vielmehr die ursprüngliche Zahl der Nukleolen durch Teilung eine Zunahme erfahren hat.

Tatsächlich ist es mir wiederholt gelungen, eine Nukleolenteilung einwandfrei nachzuweisen. In dem in Fig. 3 wiedergegebenen Fall erfuhr der gestreckte und an einem Ende hakenförmig umgebogene Nukleolus in einem Zeitraum von höchstens 13 Minuten eine ziemlich scharf abgesetzte Einengung und Durchschnürung. Auch

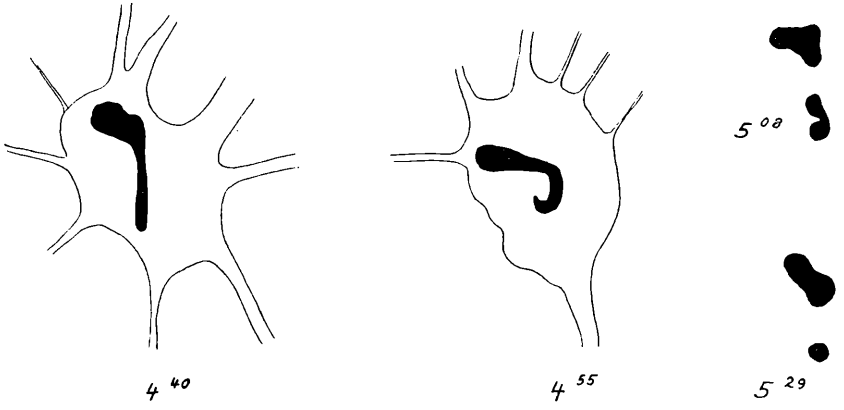

Fig. Hakenförmiger Nukleolus, der sich in zwei ungleiche Teile teilt.

bei einem zweiten Objekt vollzog sich die Durchschnürung innerhalb einer Viertelstunde. Die Vorbereitungen einer solchen Teilung scheinen aber doch eine geraume Zeit zu beanspruchen. Wir werden nicht irre gehen, wenn wir schon die Streckung des Nukleolus oder die Bildung eines Fortsatzes, wie er in Fig. 4 wiedergegeben ist, als Einleitung der Teilung oder deren Voraussetzung betrachten. Wir erkennen in diesem Falle auch deutlich eine allmählich zunehmende Einengung des Nukleolus, bis schließlich das schmale Verbindungsstück zerreißt.

A. Meyer (1920) gibt eine Teilung von Nukleolen nur während des Vorgangs der Mitose an, wobei sie hantelförmig ausgezogen und darauf vollkommen durchgerissen werden, sowie für Protozoen, bei denen sie häufig vorkommen soll. Ähnliche Fälle konnte ich auch bei der amitotischen Teilung der Internodialkerne aon *Chara* beobachten. Wenn A. Meyer erklärt, daß die Teilung von Nukleolen als einer ergastischen Substanz nicht »aktiv« sein kann, daß es sich vielmehr nur um ein »Geteiltwerden« handle, so ist diese Bemerkung insofern zutreffend, als die Teilung nicht als Ausdruck vitaler Eigenschaften des Nukleolus gewertet werden darf. Anderseits liegt

aber sicherlich kein passives, rein mechanisches Geteiltwerden vor. Der Umriß des in Fig: 4 dargestellten Zellkerns hat sich während der Dauer der Nukleolenteilung nicht tiefgreifend verändert, wenigstens nicht soweit, daß dadurch die zunehmende Streckung und Durchschnürung des Nukleolus ihre Erklärung fände. Es liegt die Vermutung nahe, daß dieser Vorgang auf Veränderung der Oberflächenspannung zurückzuführen ist, die durch den nukleären Stoffwechsel bedingt sind. Für eine Zunahme der Oberflächenspannung

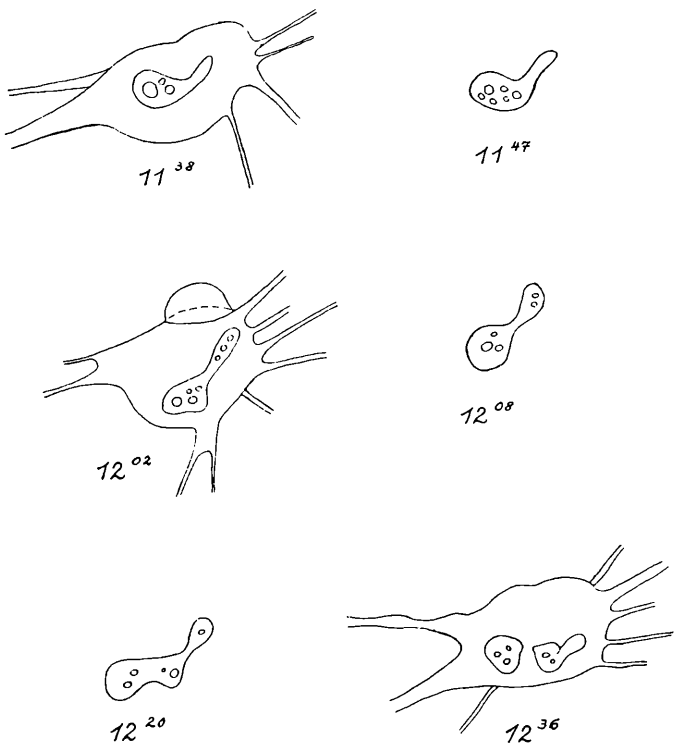

Fig. 4. Nukleolus mit Vakuolen und einem pseudopodienartigen Fortsatz in verschiedenen Stadien der Teilung.
In der $12^h\,02$ angefertigten Skizze eine oberflächlich vorspringende Vakuole des Zellkerns.

spricht auch die oft deutlich ausgesprochene Tendenz zur Abrundung der gebildeten Teilstücke.

Eine neuerliche Verschmelzung der Teile habe ich niemals beobachtet, doch mag sie immerhin gelegentlich vorkommen.

Die Teilung der Nukleolen kann als eine extreme Art amöboider Gestaltsänderung angesehen werden, wie sie an den *Mesembryanthemum*-Kernen allgemein anzutreffen ist. Solche Veränderungen können allerdings gelegentlich durch Lageverschiebungen

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

des Zellkerns oder der Nukleolen selbst vorgetäuscht werden. Wenn sich ein Kern allmählich und unmerklich um eine Achse dreht, so bieten die Nukleolen dem Beschauer eine wechselnde Ansicht dar und dasselbe ist natürlich der Fall, wenn ein Nukleolus innerhalb des ruhenden Kerns eine Drehung erfährt. Solche Fälle konnte ich tatsächlich wiederholt beobachten. Es kann sich z. B. ein langgestreckter Nukleolus derartig um 90° drehen, daß er in die Blickrichtung zu stehen kommt und jetzt klein und im Umriß kreisrund erscheint (Fig. 3). Bei einer Dauerbeobachtung läßt sich eine solche Lageveränderung schrittweise verfolgen. Auch das Neuauftauchen von Nukleolen im Gesichtsfelde und das Verschwinden anderer beruht wohl darauf, daß die Kernmasse sich langsam um ihre Achse wälzt oder eine Dickenänderung erfährt, wodurch Nukleolen in eine andere Ebene geraten.

Man kann aber bei kontinuierlicher Beobachtung auch zweifellos feststellen, daß Nukleolen ihre gegenseitige Lage und dabei häufig auch ihre Gestalt ändern, ohne daß dafür Bewegung oder Gestaltsänderungen des Zellkerns als Ganzes verantwortlich gemacht werden könnten. Meist beschränken sich solche amöboide Gestaltsveränderungen, die oft schon innerhalb 5 bis 10 Minuten deutlich werden, auf dem Übergang vom kreisrunden zum elliptischen Umriß oder umgekehrt, doch können gelegentlich auch stumpfe Fortsätze ausgebildet oder unter Abrundung der Gesamtform wieder eingezogen werden (Fig. 4).

Ich beobachtete in einem Falle, wie sich ein kleiner, stumpfer Höcker an der Oberfläche eines kreisförmig erscheinenden Nukleolus innerhalb eines Zeitraums von 10 Minuten zu einem schmalen, pseudopodienähnlichen Fortsatz ausstreckte, der an Länge den Kerndurchmesser übertraf.

Solche amöboide Bewegungen an Nukleolen, wie sie erstmalig Zacharias (1885, p. 291) für die Kerne von *Chara*-Rhizoiden beschrieb, sind bisher in vivo nicht häufig beobachtet worden. Jörgensen (1913, p. 86) hält sie für »aktiv«, da von einer Beweglichkeit der übrigen Kernbestandteile nichts bekannt ist. Am lebenden tierischen Objekt wurden Gestaltsänderungen der Nukleolen von Balbiani (1864), Flemming (1882), Montgomery (1898) angegeben.

Nach A. Meyer (a. a. O. 236), dem ich diese Zitate entnehme, sind amöboide Gestaltsänderungen an Nukleolen unmöglich, da sie als ergastische Gebilde »keine eigentliche Aktivität im biologischen Sinne besitzen«. Schaede (1929) fand bei den von ihm untersuchten Objekten *(Hyacinthus, Allium, Tradescantia)* stets rundliche, jedenfalls nicht amöboide Nukleolen. »Für eine andere Gestalt ist auch keine ersichtliche Ursache vorhanden« (a. a. O., p. 166). Nur im fixierten Kerne wäre der Nukleolus gewöhnlich amöboid, »wenn auch die Fortsätze oft sehr kurz und schwer zu sehen« seien. Tischler (1921/22) denkt in solchen Fällen, wie sie Zacharias beschrieb, an aktive Formänderungen im Gegensatz zu passiven,

wie sie durch Anlagerung des Kerngerüstes bedingt sein können. Nach meinem Dafürhalten gelten hiefür die gleichen Erwägungen wie für die Teilung der Nukleolen. Ihre Gestaltsänderung ist insofern keine passive, als sie ihnen nicht von außen her durch eine mechanische Kraft aufgedrängt wurde, doch kann man sie nicht als aktiv bezeichnen, falls man darunter »vitale« Bewegungen im engeren Sinne versteht. Vermutlich sind chemisch-physikalische Veränderungen (Viskosität, Oberflächenspannung) dafür verantwortlich zu machen.[1]

Amöboide Formänderungen wurden in neuerer Zeit als Folge von Wundreizen beobachtet (Birkholz 1931). Sie sollen schon wenige Minuten nach einem traumatischen Eingriff auftreten. Ich glaube indessen nicht, daß sie auch in unserem Falle eine Folge der Präparation seien. Derartige Veränderungen der Nukleolenformen werden nämlich auch an sehr dicken Schnitten unmittelbar nach deren Anfertigung, aber in gleicher Weise auch noch 24 Stunden später beobachtet. Ob sie vielleicht auf die mit der Submersion der Präparate veränderten Bedingungen (abnorme Wasseraufnahme, O_2-Mangel) zurückzuführen sind, läßt sich nicht ohne weiteres entscheiden, wahrscheinlich hängen sie aber mit den lebhaften Stoffwechselvorgängen zusammen, wie sie in den Riesenzellen zu erwarten sind.

Innerhalb der Nukleolen sind mit großer Regelmäßigkeit Vakuolen anzutreffen. Oft sind zahlreiche kleine Vakuolen vorhanden, von denen eine oder zwei die übrigen an Größe übertreffen, bisweilen erreicht eine Vakuole einen solchen Umfang, daß sie den größten Teil des Nukleolus einnimmt. Ob alle mehr oder weniger deutlichen Pünktchen, die man in den Nukleolen erkennen kann, als winzige Vakuolen zu betrachten sind, ist nicht mit Sicherheit zu ermitteln.

Vakuolenbildung in Nukleolen ist eine häufig beobachtete Erscheinung (Zacharias 1885, Rosen 1892, Zimmermann 1896, Heidenhain 1907 u. a.). Ob die von A. Meyer in *Allium*-Nukleolen in vivo beobachteten »Höhlchen« den normalen Vakuolen gleichzusetzen sind, erscheint mir fraglich. Er beschreibt sie als »nicht immer scharf begrenzt und nicht völlig kugelig«. Letzteres trifft wohl auch für *Mesembryanthemum* zu, doch ist ihre Abgrenzung in diesem Falle immer eine durchaus scharfe.

Bünning (1926) beobachtete Vakuolenbildung in Nukleolen von *Allium*-Zellen als Wirkung von Wundreizen. Ich glaube indessen nicht, daß im vorliegendem Falle die Vakuolenbildung auf der gleichen Ursache beruht. Dagegen sprechen folgende Tatsachen.

---

[1] Konopka (1930), der eine amöboide Gestaltsveränderung der Nukleolen an Drüsenkernen von *Drosera* während der Verdauungstätigkeit beobachtete, führt sie gleichfalls auf eine Veränderung der Oberflächenspannung im Zusammenhang mit Stoffwechselvorgängen zurück (p. 27, 31). In diesem Falle verblassen aber die Nukleolen und fallen der Auflösung anheim.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

1. Das von Bünning festgestellte erste Stadium der Wundreizwirkung, die Viskositätserhöhung, fehlt ebenso wie das dritte Stadium, die Koagulation. 2. Im Cytoplasma ist von einer Wundreizwirkung überhaupt nichts zu bemerken. Die Plasmastränge in den Blasenzellen sind jedenfalls am unversehrten Organ in gleicher Weise zu erkennen wie am Schnitt. 3. Die Vakuolen können verschwinden und wieder erscheinen oder stundenlang erhalten bleiben.

Was dem vorliegenden Objekte ein besonderes Interesse verleiht, ist die Veränderlichkeit der Vakuolen. Hält man Lage und Größe der Vakuolen mit dem Zeichenapparate fest, so kann man sich davon überzeugen, daß nicht nur das Volumen einer Vakuole in kurzer Zeit eine Veränderung erfährt, sondern daß auch eine Vakuole

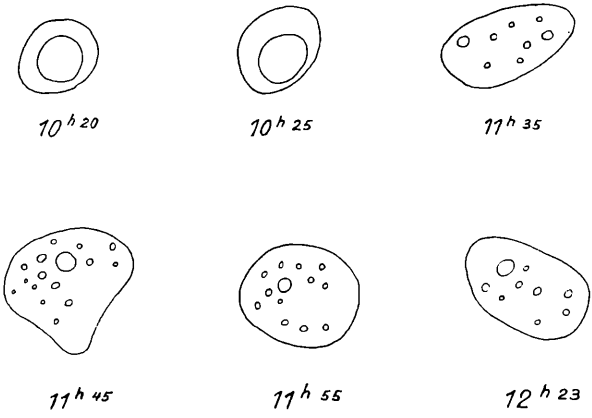

Fig. 5. Gestaltsänderungen eines Nukleolus und seiner Vakuolen.

verschwinden und an einer anderen Stelle wieder auftauchen kann. Das Verschwinden einer Vakuole kann auf zweifachem Weg erfolgen. Der häufigere Fall ist wohl der, daß sie an Ort und Stelle immer kleiner und schließlich unsichtbar wird oder daß, wie ich wiederholt zu beobachten Gelegenheit hatte, an Stelle einer großen, den Nukleolus fast vollständig einnehmenden Vakuole unvermittelt eine große Anzahl kleiner Vakuolen auftreten; das Volumen des Nukleolus schien dabei in vereinzelten Fällen (Fig. 5), aber durchaus nicht immer, zuzunehmen. Einen vereinzelten, aber einwandfrei beobachteten Fall gibt Fig. 6 wieder. Eine mächtige Vakuole erfuhr eine ständige Lageveränderung innerhalb eines nahezu viereckigen Nukleolus, der nur mehr eine relativ dünne Hülle bildete. Die Vakuole rückt immer näher an die Wand heran, die sich mehr und mehr verdünnte, bis sie schließlich an einer Stelle riß, so daß sich der Vakuoleninhalt in den Kernraum ergoß. Der dadurch im optischen Querschnitt hufeisenförmig gewordene Nukleolus begann sich dann klumpig zu kontrahieren.

Ein derartiger Fall dürfte an pflanzlichen Objekten bisher nicht bekannt geworden sein. Als Parallele könnte nur eine von Balbiani (1864, p. 64; zitiert nach A. Meyer) am Nukleolus der

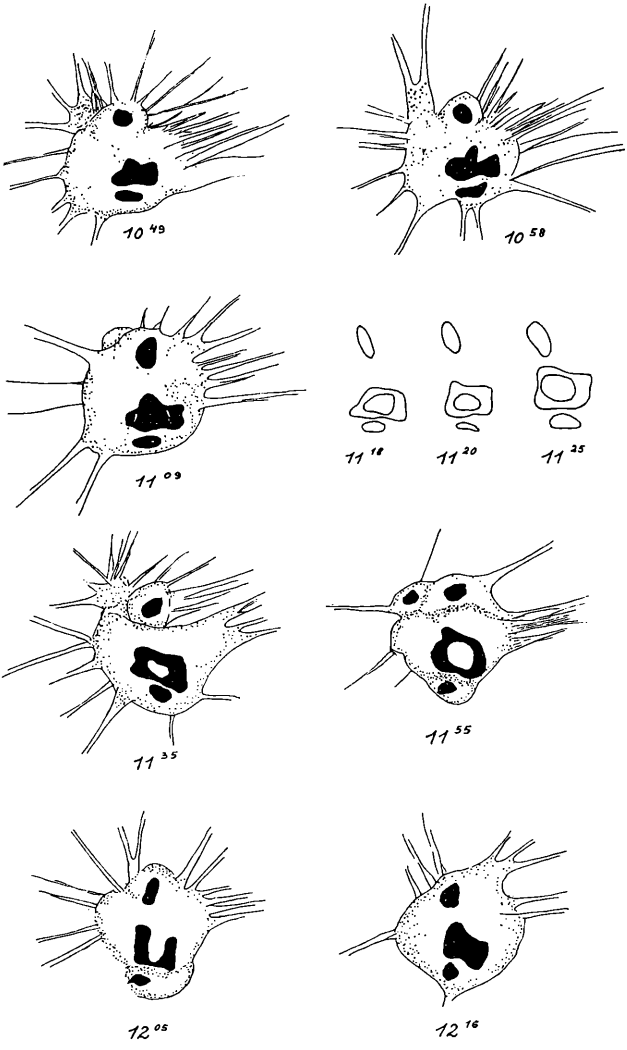

Fig. 6. Verschiedene Stadien der Nukleolenveränderung.
Im mittleren Nukleolus Bildung und Entleerung einer Vakuole in den Kernraum.

Eier von *Phalangium opilio,* einer Arachnoide, gemachte Beobachtung herangezogen werden. Er fand hier zahlreiche Vakuolen, die zum Teil an der Oberfläche des Nukleolus als Blasen hervortraten, wo-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

bei sich ihre Wand immer mehr verdünnte, bis sie schließlich riß. Abweichend von diesem Falle ist jedoch der Befund, daß sich die durch Entleerung der Blase gebildete Vertiefung »vom Grund auf« ausfüllt und dadurch wieder verschwindet. Bei Myriopoden beobachtete er, daß die Nuklearvakuolen der Eier sich unter langsamer Vergrößerung an die Peripherie bewegten und eine Verkleinerung erfuhren, ohne Blasen zu bilden, was etwa dem ersten von uns geschilderten Falle entspricht.

Die Vergrößerung der Vakuolen benötigt immer geraume Zeit, ihr Verschwinden dagegen geht überraschend schnell vor sich. Bei einem Zellkern, der in 7-Minuten-Intervallen beobachtet wurde, war innerhalb dieses Zeitraumes eine große Vakuole von zirka 70 μ Durchmesser spurlos verschwunden. Ähnliche Beobachtungen wurden wiederholt gemacht. Häcker (1893, p. 283) beobachtete an Eizellen von *Echinus* das Verschwinden einer größeren Vakuole im Laufe von $2^1/_2$ Stunden.

A. Meyer (a. a. O., p. 207, 230) hat für Bildung und Entleerung der Vakuolen im Nukleolus folgende Erklärung gegeben: Er betrachtet ihre Bildung als einen Vorgang innerer Lösung. Eindringende Enzyme sollen die weniger dichten Teile zur Lösung bringen. Durch osmotisches Saugen des Inhalts, der aus Spaltprodukten des Kernkörpereiweißes besteht, sollen sich dann die Vakuolen vergrößern und abrunden. Durch den gesteigerten inneren Druck soll aber dann die Flüssigkeit »durch Poren der Gallerte oder durch Risse« ausgestoßen werden. Die Deutung klingt plausibel, läßt sich aber weder beweisen noch widerlegen. Ich habe eher den Eindruck, daß die Vakuolenflüssigkeit gewöhnlich wieder vom Nukleolus resorbiert wird.[1]

Die Substanz der Nukleolen wird gewöhnlich als zähflüssig-plastisch bezeichnet. A. Meyer schreibt ihr den Charakter einer Tröpfchengallerte zu. Vielleicht überschätzen wir jedoch ihren Viskositätsgrad. Daß die Vakuolen in der Regel Kugelform annehmen, spricht an sich wohl noch nicht gegen eine zähflüssige Konsistenz. Zu meiner Überraschung konnte ich jedoch — freilich nur in einzelnen Fällen — an winzigen Teilchen innerhalb der Nukleolensubstanz eine unzweifelhafte Brown'sche Molekularbewegung wahrnehmen. Sie war zwar schwer zu erkennen und etwas träge, trat aber offensichtlich in der Substanz des Nukleolus selbst und nicht etwa in den Vakuolen auf. Daraus ergibt sich, daß die Nukleolen unseres Objektes wenigstens vorübergehend und wenigstens in ihrem inneren Teil ziemlich leichtflüssig sein müssen.

---

[1] Bildung und Verschwinden der Vakuolen kann wohl im Sinne der Ziegenspeck'schen Arbeitshypothese von der Rolle der Nukleolen als Bildungsherde von Profermenten (Konopka-Ziegenspeck 1929, Luehr 1928, Konopka 1930 u. a.) ausgelegt werden; es wäre aber nicht angängig, in diesen oder ähnlichen Fällen eine Stütze dieser Hypothese sehen zu wollen.

III.

Die Zellkerne der Blasenzellen sind einer ständigen Gestalt- und Lageänderung unterworfen. Das Ausmaß der Kernverlagerung ist ein sehr verschiedenes. Sind die Kerne der Wand angeschmiegt, so erfolgt ihre Bewegung oft nur mit einer fast unmerklichen Geschwindigkeit, in anderen Fällen geht ihre Verlagerung dagegen so schnell vor sich, daß man ihre Kontur mit dem Zeichenaparat kaum festzuhalten vermag, ohne daß eine Verschiebung eingetreten wäre.

Die Bedingungen, welche derartige Kernbewegungen auslösen, habe ich nicht weiter verfolgt, ich wandte mein Interesse lediglich der oft erörterten Frage zu, ob die Bewegung als eine aktive oder passive aufzufassen ist. Diese auf die kürzeste Formel gebrachte Alternative charakterisiert allerdings das Problem nicht hinreichend genau; der Bewegungsmechanismus könnte in dem einen wie in dem anderen Falle recht verschieden sein und es könnte unter Umständen die Unterscheidung zwischen aktiv und passiv nicht das Wesen der Bewegung, sondern nur den Gesichtspunkt kennzeichnen, unter dem wir sie betrachten.

Die Zellkerne stehen in unserem Falle mit zahlreichen Plasmasträngen in Verbindung, in denen eine mehr oder minder ausgiebige Strömung zu beobachten ist. Es handelt sich daher in erster Linie um eine Entscheidung, ob eine Beziehung zwischen Cytoplasmaströmung und Kernverlagerung vorliegt oder nicht.

Haberlandt (1887, p. 125) hat seinerzeit der Meinung Ausdruck gegeben, daß die Bildung von Kernfortsätzen, wie sie in manchen Epidermiszellen zu beobachten sind, nicht auf einem »aktiven Gestaltungsvermögen der Kerne« beruhe, »sondern daß hier eine Wirkung der passiven Zerrung vorliegt, welche die zähflüssige Kernmasse seitens des strömenden Plasmas erfährt«. Als Beweis für die Richtigkeit der Anschauung führt Haberlandt lediglich die Tatsache an, daß derartige Fortsätze tatsächlich durch eine rein mechanische Einwirkung erzielt werden können. Diese Tatsache läßt aber höchstens einen Schluß auf die Konsistenz der Kerne zu. Würden die normalen Kernfortsätze durch die mechanische Wirkung des strömenden Plasmas zustande kommen, so müßte man erwarten, daß sie offenbar nur dort auftreten könnten, wo von dem strömenden Plasma eine Zugwirkung ausgeübt wird, also an der Stelle, wo sich der Strom vom Kerne wegbewegt. Auf der Stelle eines entgegengesetzt gerichteten Stromes müßte der Kern jedoch eher eine Eindellung erleiden, auf keinen Fall könnte er zu einem Fortsatz ausgezogen werden. Die Strömungsrichtung des Cytoplasmas ist aus dem von Haberlandt gegebenen Abbildungen nicht zu ersehen; wenn aber spindelförmige Kerne an beiden Polen zu Fortsätzen ausgezogen sind, so ist eher zu vermuten, daß diese Bildungen unabhängig von der Strömungsrichtung gebildet werden.

Sollte in diesem Falle lediglich die Kerngestalt ihre Erklärung finden, so begegnet man bei anderen Forschern der

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Anschauung, daß auch die Kernverlagerung durch Plasmabewegungen bedingt werde. Lidforss (1915, p. 261) bekennt sich zu dieser Vorstellung mit den Worten: »Auch die Bewegungen der Zellkerne. erfolgen nicht durch aktive Tätigkeit der sich verlagernden Kerne; vielmehr wird der Kern von dem sich bewegenden Plasma geschoben, unter Umständen sogar gewälzt und gedreht, bewegt sich aber niemals durch amöboide Formveränderung« (vgl. dagegen Tischler, 1921/22, p. 171).

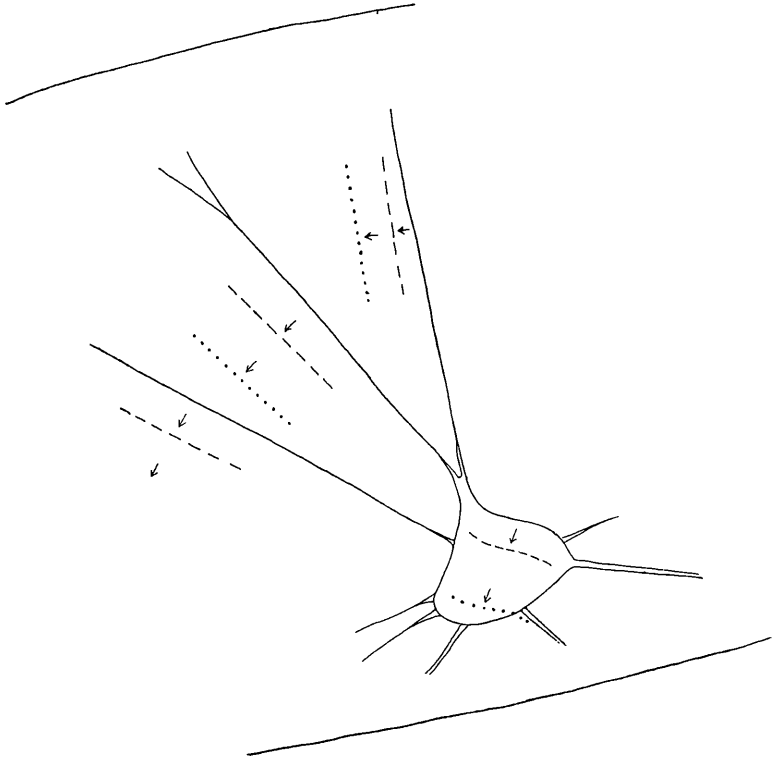

Fig. 7. Verlagerung der Plasmastränge und des Zellkerns.
Die Pfeile geben die Richtung der Verlagerung an. —— 10^h 14; – – – 10^h 22; 10^h 28.

Ich habe verschiedentlich die Kernbewegungen in kurzen Intervallen mit Hilfe des Zeichenapparates skizziert und gleichzeitig die hauptsächlichsten Plasmaströme, die zum Kern und von ihm wegführten, mit verschiedenen Farbstiften eingetragen. Zunächst schienen alle Bemühungen vergebens. Es kam vor, daß ein Zu- und Abströmen von Plasma erfolgte, ohne daß der Kern seine Lage wesentlich veränderte, aber auch umgekehrt, daß eine schnelle Ortsveränderung des Kernes vor sich ging, ohne daß in der Richtung und in der Stärke der Ströme eine wesentliche Änderung eingetreten wäre. Die Schwierigkeit der Beobachtung ist allerdings nicht gering,

da Plasmazüge in reichlicher Zahl von allen Seiten und in verschiedenen Ebenen an den Kern herantreten, so daß es kaum möglich ist, alle zu registrieren. Ich beobachtete dabei, daß einzelne Ströme über den Kern hinwegziehen, ohne ihre Richtung zu verändern, andere an der Oberfläche des Kernes umkehren und nach einer anderen Richtung zurückfließen; wieder in anderen Fällen ist eine lokale Beziehung zwischen Zu- und Abstrom nicht zu ermitteln.

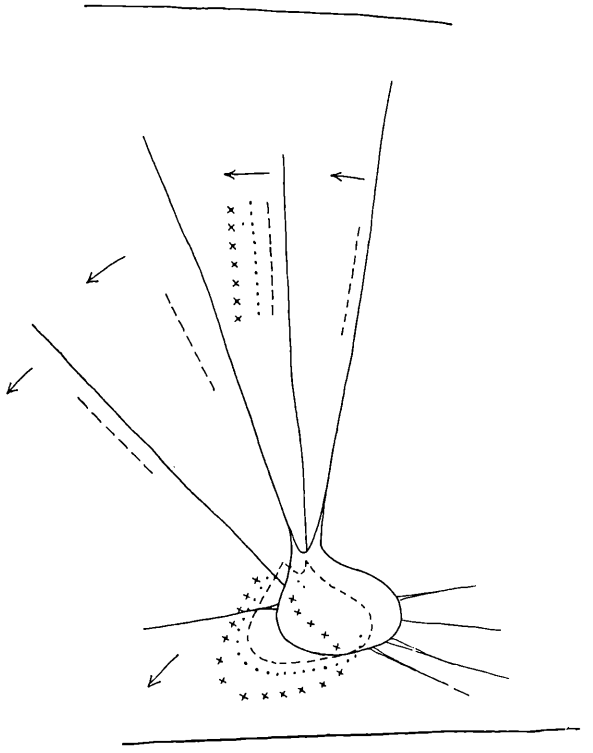

Fig. 8. Derselbe Kern, wie in voriger Figur.
—— 10^h 30; – – – 10^h 31; 10^h 33; ××× 10^h 34.

Bei Fortführung meiner Beobachtungen fanden sich aber doch schließlich wiederholt günstige Fälle, in denen zweifellos eine Abhängigkeit der Kernbewegung vom strömenden Plasma festgestellt werden konnte. Ich verweise zunächst auf Fig. 7 und 8. An einen Zellkern treten drei Plasmastränge heran, die sich fast quer durch die ganze Zelle ausspannen. Von Minute zu Minute verschieben sich die Plasmastränge nach links; der Kern folgt dieser allgemeinen Bewegung und verschiebt sich nach links unten. Diese Beobachtung gestattet zunächst eine Feststellung. Die Verlagerung des Zellkerns kann weder auf einer Zug- noch einer Druckwirkung beruhen. Für eine Zugwirkung nach links liegt überhaupt keine Veranlassung vor,

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

da die Plasmastränge Plasma an den Kern heranführten. Ein durch das Zuströmen von Plasma bewirkter Druck könnte zwar die Bewegung nach unten veranlaßt haben, auf keinen Fall aber die Verschiebung nach links. Denkbar wäre es höchstens, daß die sich verlagernden Plasmastränge beim Ausgleich der dabei auftretenden Spannung den Kern nachgezogen hätten.

Eine weitere Aufklärung brachten Beobachtungen von Vorgängen, wie sie in Fig. 9 wiedergegeben sind. Der Kern hat sich in

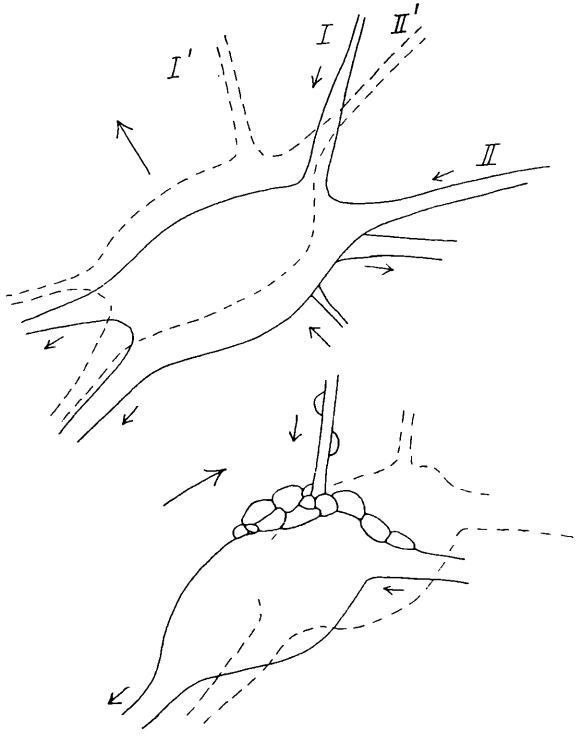

Fig. 9. Verlagerung eines Zellkerns und der Plasmastränge.
Die großen Pfeile geben die Richtung der Kernverlagerung, die kleinen die Richtung der Plasmaströmung an. Oben: —— $11^h\,50$; – – – $11^h\,54$. Unten: —— $12^h\,2$; – – – $12^h\,6$. Im oberen + Strom starke Vakuolisierung.

dem skizzierten Falle binnen 4 Minuten um eine beträchtliche Strecke in der Pfeilrichtung verschoben (obere Figur). Hand in Hand damit war auch eine Verlagerung der beiden stärkeren Plasmastränge eingetreten, in denen das Cytoplasma zum Kern strömte (wir wollen solche Ströme mit einem + bezeichnen), während die ableitenden Ströme (—) in ihrer Richtung ziemlich unverändert blieben. Auch in diesem Falle kann die Kernverlagerung, wie ein Blick auf die Skizze zeigt, weder durch Zug- noch durch Druckwirkung des strömenden Plasmas erklärt werden. 8 Minuten später änderte sich

die Bewegungsrichtung des Kernes. Hatte er sich vorhin senkrecht zu seiner Längsachse verschoben, so bewegt er sich jetzt mit ansehnlicher Geschwindigkeit in der Richtung der Achse (Fig. 9, unten). Innerhalb von 6 Minuten legte er einen Weg zurück, der seinem Längsdurchmesser gleichkam. An der Richtung der + Plasmaströme war keine wesentliche Änderung eingetreten, dagegen wurde durch

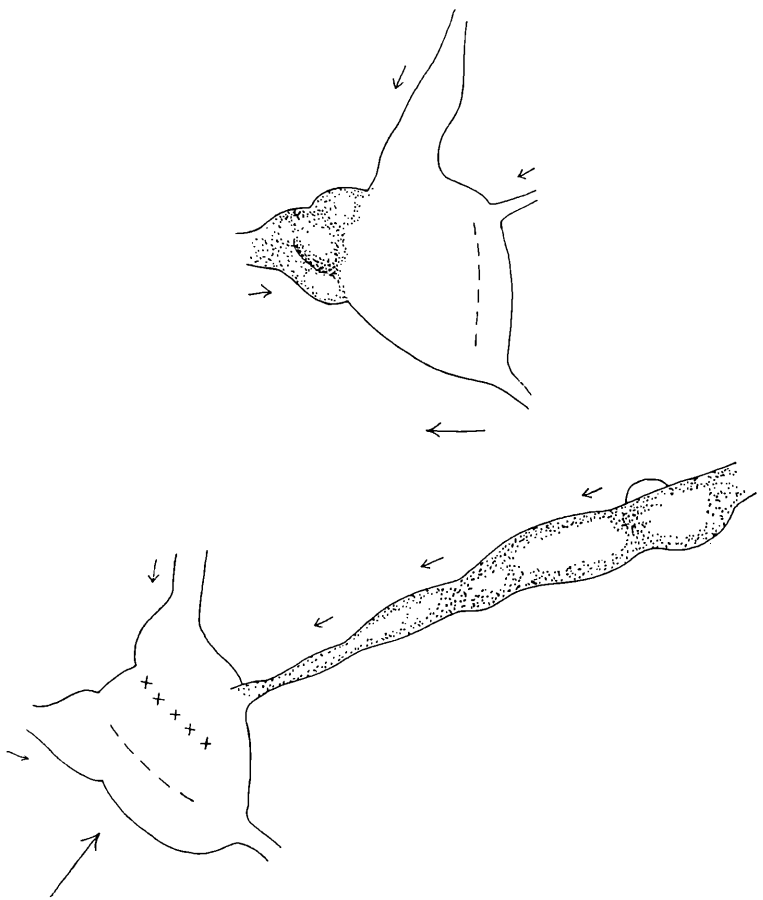

Fig. 10. Zellkernverlagerung.
Oben: —— 12^h 9; – – – 12^h 10. Unten: —— 12^h 11; – – – 12^h 13; ... 12^h 14; ××× 12^h 15. Verschiebung des Zellkerns in der Richtung des großen Pfeils.

den einen Strom eine reichliche Cytoplasmamenge herangeführt, die sich beim Eintreffen an der Kernoberfläche anstaute.

Solche Beobachtungen veranlaßten mich, mein Augenmerk auf die Plasmaansammlungen im Umkreis des Zellkernes zu richten. Tatsächlich gelang mir an einem extremen Fall eine entscheidende Beobachtung. An einem Kern wurde durch einen Strang reichlich Cytoplasma herangebracht und sofort schob sich der Kern dem

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Plasma entgegen (Fig. 10, oben). Eine Minute später wälzte sich eine Plasmamasse von rechts unten her dem Kern entgegen. Sobald die ersten Ausläufer an den Kern herankamen, änderte er dementsprechend seine ursprüngliche Bewegungsrichtung. Die nebenstehende Skizze (Fig. 10, unten) zeigt die Verschiebung innerhalb der ersten 4 Minuten. Als dann die Hauptmasse des Plasmas an den Kern heranrückte, ging die Verlagerung noch energischer, aber im gleichen Sinne weiter.

Auf Grund unserer Beobachtungen kommen wir somit zu folgenden Feststellungen:

1. Die Ortsveränderung des Zellkernes erfolgt nicht passiv durch Zug oder Druck des strömenden Plasmas.

2. Sie wird dadurch veranlaßt, daß der Kern immer die Tendenz besitzt, den Ort stärkster Plasmaanhäufung aufzusuchen.

3. Sie könnte unter Umständen auch dadurch veranlaßt werden, daß Plasmastränge beim Spannungsausgleich den Kern mit sich ziehen.

Der nähere Mechanismus dieser Bewegung ist damit allerdings noch nicht aufgeklärt. Der Zellkern könnte sich dabei »aktiv« im strengen Sinne des Wortes verhalten, indem er den Ort der maximalen Plasmaansammlung durch eine amöboide Bewegung aufsucht, oder er könnte an diese Stelle durch Oberflächenkräfte geführt werden, was ich für wahrscheinlicher halte. Vielleicht liegt aber zwischen beiden Modalitäten überhaupt kein grundsätzlicher Unterschied vor.

IV.

Die Bahnen, in denen das Cytoplasma vom oder zum Kern strömt, stellen entweder einheitliche Stränge dar oder sie bestehen — namentlich bei (—) Strömen — aus einem feinen Netz- oder richtiger Wabenwerk, das als Ganzes in Form eines breiten Bandes zu fließen pflegt. Natürlich fehlt es auch nicht an Übergängen zwischen beiden Formen. Das Cytoplasma der Stränge neigt zur Vakuolisierung. Unter nicht näher geprüften Umständen treten vereinzelt kleinere oder größere Vakuolen auf, die bisweilen als umfangreiche Blasen in den Saftraum vorspringen und mit annähernd gleicher Geschwindigkeit wie die »Mikrosomen« fortbewegt werden (Fig. 11). Bisweilen entstehen größere klumpige, oft stark vakuolisierte Ansammlungen, in denen das Plasma nicht in Bewegung begriffen ist, die aber als Ganzes von der Strömung mitgeführt werden, wie ein Schaum im fließenden Wasser. In solchen gestauten Plasmamassen kommt also die Bewegung zum Stillstand, während das übrige Plasma des Fadens weiterströmt. Nicht selten kann man beobachten, daß in dem gleichen Plasmastrang zwei gegenläufige Strömungen auftreten, wie es in ähnlichen Fällen schon des öfteren beobachtet wurde. Zur Beurteilung dieser Erscheinung, die der kausalen Erklärung der Plasmaströmung immer die größten Schwierig-

keiten bereitete, muß aber hervorgehoben werden, daß sie nicht im ganzen Verlauf eines Plasmastranges zu beobachten ist. Sie kommt vielmehr dadurch zustande, daß sich einander entgegengesetzt gerichtete Ströme auf eine Strecke hin vereinigen, wie es im neben-

Fig. 11. Plasmastrang mit starker Vakuolisierung.

stehenden Schema (Fig. 12) dargestellt ist. Merkwürdig bleibt es auf jeden Fall, daß die verschmelzenden Ströme sich in ihrer Richtung nicht beeinflussen.

Eine periodische Umkehr der Strömungsrichtung, wie sie für andere Objekte angegeben wurde, konnte ich auch nach stundenlanger Beobachtung nie feststellen. Wie aus der beigegebenen Kurve (Fig. 13) zu ersehen ist, tritt zwar in Zwischenräumen von verschieden langer Dauer eine Verzögerung der Bewegungsgeschwindigkeit auf, die ursprüngliche Strömungsrichtung wurde aber ständig beibehalten.

Von besonderer Wichtigkeit scheint mir das Verhalten der Plasmaströmung beim Übergang in den plasmatischen Wandbelag zu sein. Auch dieser zeigt öfters eine überraschend starke Vakuolisierung, die ihm ein ganz ungewöhnliches Aussehen verleiht. Es kommt bisweilen zu einer richtigen Schaumbildung, wobei die Waben gegen das Lumen der Zelle zu schnell an Größe zunehmen und in Plasmastränge übergehen. Es ist leider unmöglich, den im fortwährenden Wechsel begriffenen, überaus zarten und sich optisch kaum von der Unterlage abhebenden Schaum in einem

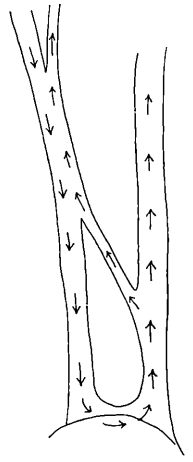

Fig. 12. Schema von teilweise miteinander verschmolzenen Strombahnen.

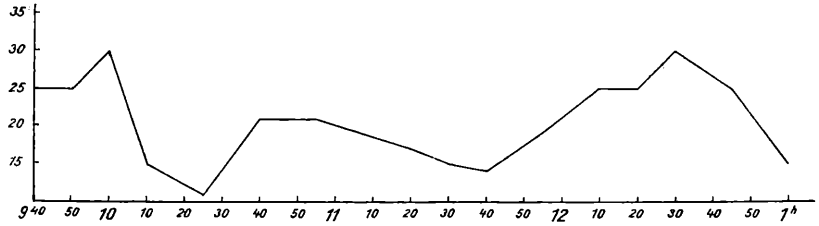

Fig. 13. Änderung der Strömungsgeschwindigkeit.
Abszisse. Zeit (9^h40 bis 1^h00). Ordinate: Geschwindigkeit (mm/sek $\times 10^{-3}$).

photographischen Augenblicksbild festzuhalten und auch eine Skizze kann kaum eine annähernde Vorstellung von diesen zierlichen Strukturen geben. Von der Fläche gleichen die oberflächlich gelegenen

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Schaumwände einem zarten Parenchym (Fig. 14), im optischen Querschnitt scheint sich gelegentlich ein Plasmastrang kaskadenartig in die Waben des Schaumes aufzulösen (Fig. 15 und 16). Anfänglich hielt ich solche Bildungen für ein Artefakt, das etwa durch den Druck des Deckglases oder gesteigerte Wasseraufnahme hervorgerufen wäre. Aber auch frisch aus dem Freien eingebrachtes Material zeigte mitunter dieselbe Erscheinung, wenn auch bei der Präparation jede mechanische Deformation nach Tunlichkeit vermieden wurde. Die Bedingungen der Schaumbildung habe ich indessen nicht näher untersucht.[1]

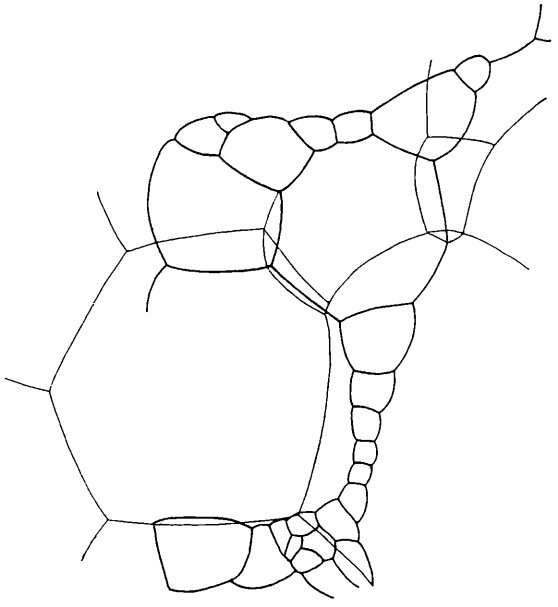

Fig. 14. Schaumiges Plasma von oben gesehen.

Betrachtet man den plasmatischen Wandbelag an einer von einem einmündenden Plasmastrom genügend weit entfernten Stelle, so sieht man lediglich zerstreut liegende, anscheinend in Ruhe befindliche Plastiden. Nähert man sich einem einmündenden Plasmastrang, so tritt dagegen ein ungemein zartes und verwirrendes Geäder von feinsten Strömchen auf, das sich durch Wort und Bild nur schwer wiedergeben läßt. In den zartesten Äderchen, die zum Teil blind zu enden scheinen, bald Ringe und Schleifen bilden, oder sich zu einem seine Form stets wechselnden Netz vereinigen (Fig. 17), treten stärker lichtbrechende Mikrosomen auf, die in lebhafter Bewegung begriffen sind, doch herrscht noch keine ausgesprochene Bewegungsrichtung vor. Diese ungeordneten Strömchen vereinigen sich aber bald zu etwas stärkeren Adern mit bestimmt orientierter Bewegung, wobei

[1] Vgl. Anmerkung auf p. 24.

sie sich gleichzeitig immer mehr von dem Wandbelag abheben, bis sie als einheitlicher Strang den Saftraum durchsetzen. Bisweilen aber ist ein solcher Strang noch auf eine Strecke hin von einem plasmatischen Netzwerk wie von einem zarten Schleier begleitet.

In diesen Strömchen ist das Cytoplasma zweifellos leichtflüssig. Es erhebt sich nun die Frage, ob vielleicht der ganze Plasmabelag Flüssigkeitscharakter besitzt. Zunächst läßt sich mit Sicherheit nachweisen, daß die Strömchen — nennen wir sie »Primärströmchen« — einer inneren Schichte des Wandbelages angehören, während die

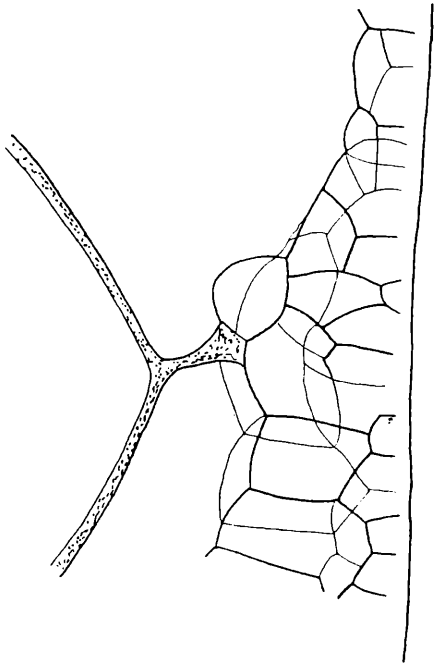

Fig. 15. Gegabelter Plasmastrang, in einen randständigen Schaum übergehend.

Plastiden in einer nach außen angrenzenden Schichte verankert sind. Diese Verankerung kann allerdings keine sehr feste sein, denn ausnahmsweise kann man beobachten, wie ein Chloroplast durch ein auftreffendes Primärströmchen losgerissen und ein Stückchen weiter transportiert wird; man könnte dann von einer lokal auftretenden »Glitschbewegung« sprechen.[1]

Verfolgt man die Bewegung der Mikrosomen, so vollzieht sie sich in anderen, in den durch die Strömchen vorgezeichneten Bahnen. Gelegentlich können sie aber auch aus der Bahn kommen; dann gleiten sie mit großer Geschwindigkeit eine kurze Strecke zwischen

[1] An Stecklingen, die seit dem Spätherbst im Gewächshause gehalten wurden, fand sich ein Großteil der Plastiden im strömenden Plasma und oft um den Zellkern gehäuft.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

den Strömchen dahin, bis sie in eine andere Strömungsbahn gelangen, in der sie unter Umständen in entgegengesetzter Richtung fortgeführt werden. Daraus ergibt sich aber, daß auch der zwischen den Strömchen gelegene Teil der inneren Plasmaschichte der Bewegung der Mikrosomen kein Hindernis bereitet, somit gleichfalls flüssig ist. Die Strömchen unterscheiden sich von dem übrigen Teil der inneren Plasmaschichte vorwiegend nur durch eine etwas andere Lichtbrechung und dadurch, daß sie etwas gegen den Saftraum vor-

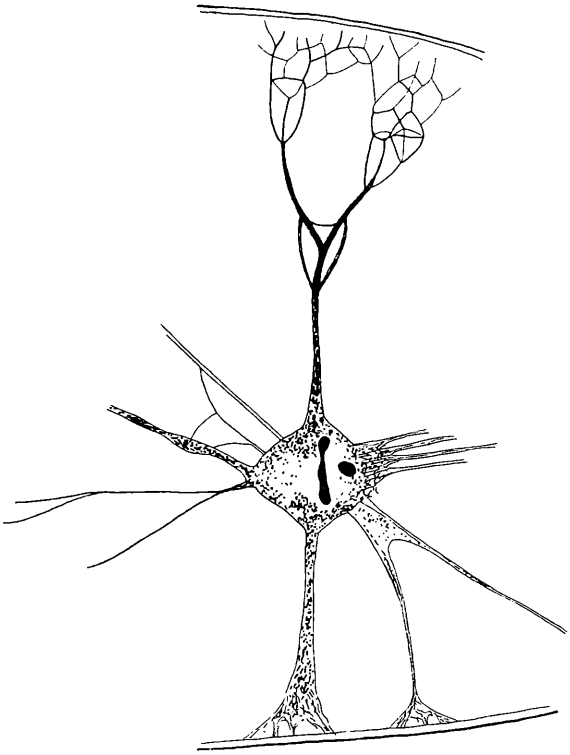

Fig. 16. Plasmastränge mit suspendiertem Kern, quer durch das Lumen der Zelle ausgespannt. Auf der äußeren (konvexen) Seite der Zelle geht ein Strang kaskadenartig in schaumiges Plasma über.

springen. Ich vermute, daß sie auch eine höhere Oberflächenspannung besitzen und sich dadurch in ihrem weiteren Verlauf von der Unterlage schließlich ganz abheben können. Da die Mikrosomen gleichzeitig mit der Ausbildung der Strömchen auftreten, ist ihre Bildung vermutlich auf einen Entmischungsvorgang zurückzuführen.

Was den Charakter der äußeren Plasmaschichte betrifft, so kann darüber das Verhalten der Plastiden einigen Aufschluß geben. Legt man die gegenseitige Lagerung einiger Plastiden an einer solchen Stelle, an der keine Strömchen zu beobachten sind, durch

eine Skizze fest, so kann man sich leicht davon überzeugen, daß sie im Laufe kurzer Zeit eine allmähliche Veränderung erfährt. Stellt man die gleiche Untersuchung im Bereiche der Strömchenbewegung an, so ergibt sich, daß die Verschiebung der Plastiden von der Richtung der Plasmaströmung durchaus unabhängig ist (Fig. 18). Aus derartigen Skizzen ist zu ersehen, daß die Verschiebung der Chloroplasten innerhalb der Beobachtungsdauer z. B. erst nach rechts, dann nach oben hin erfolgt,[1] während die Strömung im Innernplasma einer anderen Richtung folgt. Es ergibt sich somit, daß auch das Außenplasma Flüssigkeitscharakter besitzen muß, daß aber die Bewegungsvorgänge in der äußeren und inneren Schichte voneinander weitgehend unabhängig sind.

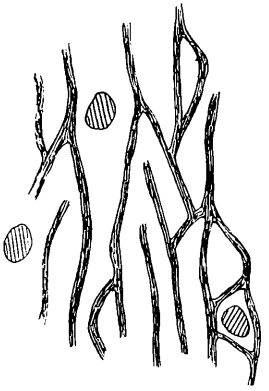

Fig. 17

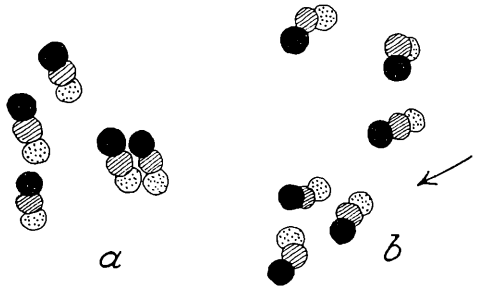

Fig. 18.

Fig. 17. Gruppe von »Plasmaströmchen«; zwischen den Strombahnen einzelne Plastiden.

Fig. 18. Verlagerung der Plastiden innerhalb des Außenplasmas.

Schwarz: Beginn der Beobachtung, gestrichelt nach 10 Minuten, punktiert nach weiteren 10 Minuten. Der Pfeil in *b* gibt die Hauptrichtung der Bewegung innerhalb der benachbarten Plasmaströmchen wieder.

Meine Erwartung, durch Zentrifugieren einen Einblick in die Viskositätsverhältnisse der verschiedenen Plasmaanteile zu gewinnen, hat sich leider nicht erfüllt. Daß das Außenplasma eine höhere Viskosität besitzt und sich daher nicht ohne weiteres verlagern läßt (ich benützte eine Hand- und eine elektrische Zentrifuge mit einer Tourenzahl von zirka 2300), war zu erwarten. Aber auch der innere Plasmaanteil widerstand der Fliehkraftswirkung; vermutlich adhäriert er zu stark der äußeren Plasmaschichte. Überraschend war es aber

[1] Wie aus dieser Darstellung erhellt, haben die Cytoplasmastränge in unserem Falle nichts mit den seinerzeit von Lidforss (1908) beschriebenen »kinoplasmatischen Verbindungsfäden« zwischen Zellkern und Chromatophoren zu tun, sie wären eher dem Trophoplasma zuzurechnen. Ich brauche daher an dieser Stelle auf den Begriff »Kinoplasma« und den Versuch seiner Wiederbelebung durch Scarth (1927) nicht einzugehen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

insbesondere, daß auch Kern und Plasmastränge selbst nach einem 3 Minuten andauernden Zentrifugieren nicht aus ihrer Lage kamen, wobei wir uns ausdrücklich davon überzeugten, daß die Plasmaströmung nach wie vor erhalten geblieben war. In allen Mesophyllzellen hatte sich der Inhalt in normaler Weise verlagert. Da nicht angenommen werden kann, daß dem strömenden Plasma eine besonders hohe Viskosität zukäme, müssen wir somit folgern, daß die Zentrifugierungsmethode, die sich sonst zur Viskositätsbestimmung vorzüglich bewährt, bei den in den Blasenzellen gegebenen Bedingungen versagt.[1]

V.

Sehen wir von den Gestaltsänderungen des Nukleolus und des Zellkerns ab, die wohl als unmittelbares Ergebnis einer Oberflächenspannungsänderung aufgefaßt werden können, so sind alle übrigen Bewegungsvorgänge am Protoplasten unseres Objektes, die Verlagerung des Zellkerns und der Plastiden sowie die Zirkulationsströmung selbst, auf die Aktivität des Cytoplasmas zurückzuführen.

Ohne ausführlicher auf die verschiedenen Hypothesen der Plasmabewegungen eingehen zu wollen, müssen wir uns doch darüber Rechenschaft zu geben versuchen, inwieweit sich unsere Beobachtungsergebnisse in die bisher gewonnenen Vorstellungen einfügen lassen. Tiegs (1928) ist in seinem Sammelreferate im »Protoplasma«, das allerdings die eigentliche Plasmaströmung nur nebenher behandelt, zu der Auffassung gekommen, daß Kräfte, die an die äußere oder innere Oberfläche des Endoplasmas gebunden sind, für die Erklärung des Strömungsmechanismus nicht in Betracht kommen können. Nur Ewart's Vorstellung (1903) »seems the only hypothesis of streaming in plant cells that can at present be entertained« (a. a. O., p. 134). Demgemäß wäre anzunehmen, daß das flüssige Endoplasma »multitude of minute spheres« enthielten, die eine einseitige Herabsetzung ihrer Oberflächenspannung erfahren, wodurch sie in der Richtung der verminderten Tension in Bewegung gesetzt werden und dabei die sie umgebende Flüssigkeit mit sich nehmen.

Gerade diese Vorstellung läßt sich jedoch mit meinen seinerzeitigen Erfahrungen über die Rotationsströmung von *Chara* nicht in Einklang bringen. Wenn eine Zelle mit Hilfe des »Lateralkompressors« zusammengedrückt und der Druck nach kurzer Zeit wieder aufgehoben wird, so bilden sich im Bereich der ursprünglichen

---

[1] Wie Gicklhorn und Möschel (1930) zeigten, widersteht auch der »Cytoplasmaschaum« von *Cladophora* dem Zentrifugieren. Hier handelt es sich indessen um eine »stabilisierte Wabenstruktur«, in unserem Falle dagegen um Plasmastränge von wechselnder Richtung und Mächtigkeit. Die oben beschriebenen Schaumbildungen haben zwar eine entfernte Ähnlichkeit mit denen von *Cladophora* und ähnlichen Fällen, doch unterscheiden sie sich von ihnen vor allem dadurch, daß sie nur vorübergehend auftreten und jedenfalls nicht stabil sind. Ich habe zwar wiederholt solche zarte Schaumbildungen gesehen, die völlig erstarrt waren, d. h. weder ihre Form änderten noch eine Strömung erkennen ließen; dabei dürfte es sich aber immer um irreversibel geschädigte Zellen gehandelt haben.

Druckstelle Plasmaansammlungen aus, die bisweilen bis zur gegenüberliegenden Seite reichen und dadurch in den gegenläufigen Strom geraten, wobei sie durch die Strömungen nach entgegengesetzten Seiten auseinandergezogen werden und mit den Wandströmen verschmelzen (1929, Fig. 17). Nach welcher Richtung eine solche Plasmaportion in Bewegung gesetzt wird, kann somit unmöglich von der einseitigen Änderung der Oberflächenspannung seiner Teilchen abhängig sein; die Bewegung erfolgt vielmehr in dem einen wie in dem anderen Sinne je nach der Richtung des Wandstromes, in dem sie aufgeht.

Ich konnte bei meinen damaligen Untersuchungen die Beobachtung machen, daß jede lokale Verletzung des Außenplasmas, sei es durch mechanische Einwirkung oder durch konzentriertes Licht zu einem Bewegungshindernis für das strömende Innenplasma wird. Péterfy (1931), dem meine Untersuchungen augenscheinlich erst nach Abschluß seiner Arbeit bekannt wurden, findet, daß bei einer lokalen mechanischen Kompression eine Koagulation des Plasmas auftritt und das Hindernis, das der koagulierte Inhalt an dieser Stelle bildet, schließlich so groß wird, »daß die Plasmaströmung es nicht mehr überwinden kann«. Dieser Fall tritt aber nach meinen Erfahrungen nur dann ein, wenn die äußere Plasmaschichte bei der Kompression verletzt wird. Daß eine solche Verletzung bei Péterfy's Versuchen tatsächlich eintrat, geht schon aus seiner Figur sowie aus seiner Bemerkung hervor, daß die Chloroplasten granuliert und an der Druckstelle zu unregelmäßigen Haufen angeordnet waren. Ist das Druckgefälle jedoch ein sanfteres, so läßt sich das Zellumen nach meinen Erfahrungen völlig zusammenpressen, ohne daß die Bewegung sistiert wird.

Wenn ich aus meinen Beobachtungen den Schluß zog, daß der Mechanismus der Plasmarotation »die Unversehrtheit des peripheren Protoplasmas« voraussetzt, so scheint mir diese Folgerung auch heute noch durchaus zwingend zu sein. Die Annahme, daß der Bewegungsmechanismus an der Grenzfläche Außen-Innenplasma zu suchen wäre, war indessen nur Hypothese und ich mußte die Frage offen lassen, ob sich ihr die verschiedenen Fälle der Plasmaströmung unterordnen lassen. Für die Zirkulationsströmung scheint von vornherein ein solcher an die Grenzfläche gebundener Mechanismus unmittelbar nicht in Betracht zu kommen. Die Unversehrtheit des Außenplasmas bei *Mesembryanthemum* könnte nur insofern eine notwendige Bedingung darstellen, als sie vielleicht zur Bildung der »Strömchen« im Binnenplasma erforderlich wäre. Der Bewegungsmechanismus selbst scheint aber in anderer Richtung gesucht werden zu müssen.

Wenn die Hypothesen über die Mechanik der Protoplasmaströmung seit Jahrzehnten umstritten sind und noch zu keiner befriedigenden Erklärung geführt haben, so gewinnt man den Eindruck, daß vielleicht ein Faktor von ausschlaggebender Bedeutung bisher keine oder eine zu geringe Beachtung gefunden haben könnte.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Ein solcher Faktor könnte meines Erachtens in der chemisch-physikalischen Struktur des Plasmas selbst gelegen sein, die den älteren Physiologen, auf welche die verschiedenen Hypothesen zurückgehen, naturgemäß nicht bekannt sein konnte. Die vorliegenden Untersuchungen und unsere augenblickliche Einsicht scheinen mir allerdings noch nicht zu genügen, um eine »Strukturhypothese« der Plasmaströmung zu begründen. Die folgenden Bemerkungen mögen daher nur als eine Erklärungsmöglichkeit gewertet werden, die vielleicht in Hinkunft zu einer brauchbaren Hypothese ausgebaut werden könnte. Durch Liesegang (1928) werde ich auf einen Vortrag von Bolzer (1924) aufmerksam, der zur Erklärung der Plasmaströmung außer der Änderung der Oberflächenspannung noch die Umwandlung vom Gel- in den Solzustand heranzieht. Ein solcher Zustandswechsel könnte sich, wenn er allgemein vorhanden wäre, der Beobachtung nicht entziehen. Dagegen halte ich es für durchaus möglich, daß Zustandsänderungen im weiteren Sinne sehr wohl in den Mechanismus der Bewegung eingreifen könnten. Daß solche Veränderungen vor sich gehen können, beweist schon das Auftreten von Strömchen im Binnenplasma, das mit einer Zunahme der Fluidität Hand in Hand geht. Diese Veränderungen könnten dadurch bedingt sein, daß ein Plasmakolloid aus dem amorphen in den anisotropen Zustand übergeht.

Betrachten wir zunächst die Verhältnisse, die für die Internodialzellen von *Chara* sichergestellt oder doch wahrscheinlich gemacht sind. Das Außenplasma besitzt zweifellos eine ausgesprochene Schraubenstruktur, die sich in der Anordnung der Plastiden und bisweilen auch in einer gleichsinnigen Membranstreifung widerspiegelt. Das Binnenplasma folgt in seiner Strömungsrichtung dieser Struktur. Dürfen wir annehmen, daß das Binnenplasma aus anisotropen, etwa ketten- oder stäbchenförmigen Mizellen besteht, so könnten diese unter dem orientierenden Einfluß des Außenplasmas im Sinne der gleichen Struktur gerichtet werden, so wie sich flüssige Krystalle unter der Wirkung anderer orientieren (Lehmann 1917). Durch Störungen, wie sie im Gefolge des Stoffwechsels auftreten müssen, und dem ständigen Störungsausgleich ist es meines Erachtens nicht ausgeschlossen, daß die Gesamtheit des Binnenplasmas ins Gleiten kommt.

Ein unmittelbarer Beweis für diese Auffassung läßt sich derzeit an unserem Objekte nicht erbringen, doch können wir uns auf Erfahrungen stützen, die Runnström (1929) an Seeigeleiern machen konnte. Er beobachtete unter Umständen das Auftreten fibrillenähnlicher Bildungen im Cytoplasma, die langsam strömende Bewegungen zeigten, und sagt bereits ausdrücklich: »Die Vorstellung von anisodiametrischen Teilchen im Cytoplasma macht nicht nur die Strukturbildung, sondern auch die daselbst auftretenden Bewegungserscheinungen verständlich« (a. a. O., p. 29) und an anderer Stelle: »Zwischen den Mizellen sind anziehende Kräfte wirksam. Diese Kräfte können auch zu einer Quelle für Bewegungserscheinungen werden, wie Lehmann für flüssige Krystalle nachgewiesen hat.«

Lehmann selbst (1917, p. 472) bemerkt im Hinblick auf die Myelinbildungen: »Infolge einer chemischen Änderung der Moleküle (nämlich Bindung und Abgabe von Wasser), welche durch die molekulare Richtkraft nichtsdestoweniger gezwungen werden, sich in regelmäßiger Stellung unter die übrigen einzulagern, entsteht aus chemischer Energie direkt Bewegungsenergie.«

Eine solche Auffassung würde eine Reihe Eigentümlichkeiten der Plasmarotation von *Chara* verständlich machen, die bisher jeder Erklärung Schwierigkeiten bereiteten: 1. Die Konstanz der Strömungsbahn, 2. die Sistierung der Strömung bei einer Strukturstörung im Außenplasma; 3. den vorübergehenden Bewegungsstillstand bei bloßer mechanischer Deformation des Plasmas, die eine Störung der Lagerung der anisodiametrischen Teilchen im strömenden Plasma nach sich ziehen könnte.

Wenden wir uns nun der Zirkulationsströmung zu, wie wir sie im Falle von *Mesembryanthemum* kennengelernt haben. Hier erfolgt die Strömung in Cytoplasmasträngen, die durch die Zelle ausgespannt sind. Es ist, wenngleich nicht unmittelbar zu beweisen, zum mindesten sehr wahrscheinlich, daß die Mizelle in den Plasmafäden achsenparallel orientiert sind nach Art der halbisotropen Struktur flüssiger Krystalle (Lehmann). Für die Annahme einer solchen Struktur im Wandbelag liegt für unser Objekt kein Anlaß vor. Die Orientierung erfolgt vielmehr beim Übergang des Binnenplasmas in die Plasmastränge, wobei die Zunahme der Fluidität (unter Entmischung?) und die Oberflächenspannung (siehe oben p. 22) eine Rolle spielen dürften. Auch in diesem Falle könnte die relativ festere Außenschichte an der Orientierung der Kolloidteilchen beteiligt sein. Ich berufe mich wieder auf Runnström, der bei der Spindelbildung der »elastischen Spannung der Rindenschichte« eine solche »ordnende Wirkung auf die Koloidteilchen im Inneren der Zelle« zuerkennt. Dem genannten Autor ist es auch in einem besonders günstig gelegenen Falle, den Pollenmutterzellen von *Fritillaria*, geglückt, in den Spindelfasern eine Doppelbrechung nachzuweisen, womit der Beweis für ihre anisotrope Struktur erbracht ist. Es ist von hohem Interesse und sehr bezeichnend, daß jüngst Schaede (1931) auch in diesen fibrilären Bildungen strömende Bewegungen nachweisen konnte, die er allerdings auf Änderungen der Oberflächenspannung zurückführt. Man wird aber auch bei der Zirkulationsbewegung das gleiche Prinzip wie bei der Rotationsbewegung annehmen dürfen: Eintritt und Aufrechterhaltung der Bewegung beruht auf dem Übergang der amorphen in die anisotrope Kolloidstruktur des Plasmas, der durch den Stoffwechsel ständig aufrecht erhalten wird. Damit wäre die Mechanik der Bewegung in das ultramikroskopische Strukturgebiet verlegt.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Zusammenfassung.

1. Die Nukleolen der epidermalen Blasenzellen von *Mesembryanthemum* lassen in vivo eine amöboide Gestaltsänderung erkennen, die bis zu ihrer Durchschnürung führen kann. Sie wird als Folge einer durch den Kernstoffwechsel bedingten Änderung der Oberflächenspannung betrachtet.

2. Die in den auffallend großen Nukleolen auftretenden Vakuolen bilden sich allmählich in der Ein- oder Mehrzahl aus und verschwinden wieder innerhalb weniger Minuten, wobei sie gelegentlich nach außenhin entleert werden.

3. Die Ortsveränderung der Zellkerne steht mit der Zirkulationsbewegung insofern in einem Zusammenhang, als der Kern die Stellen maximaler Plasmaanreicherung aufsucht und sich daher häufig der Strömungsrichtung der stärksten Plasmastränge entgegen bewegt.

4. Im cytoplasmatischen Wandbelag sind deutlich zwei Schichten zu unterscheiden, eine äußere, von relativ größerer Viskosität, in der zumeist die Chloroplasten lose verankert sind, und eine innere Schichte, von der die Plasmastränge ausgehen. die quer durch das Zellumen ausgespannt sind; beide Schichten zeigen Flüssigkeitscharakter. Das Binnenplasma neigt zur Schaumbildung.

5. An der Ursprungsstelle der Cytoplasmastränge treten zarte, netzförmig verbundene und vielfach ungeordnete Plasmaströmchen auf, die sich zu einem einheitlichen Plasmastrang vereinigen.

6. Es wird auf die Möglichkeit hingewiesen, daß der Mechanismus der Plasmaströmung auf ultramikrokopischem Gebiete liegt und durch ein Orientierungsbestreben anisotroper Mizelle bedingt wird. Bei der Rotationsströmung könnte diese Orientierung durch die Struktur der relativ ruhenden Außenschichte bedingt sein, bei der Zirkulationsbewegung durch die elastische Spannung der Plasmastränge.

Literatur.

Balbiani, 1864. Sur les mouvements qui se manifestent dans la tache germinative chez quelques animaux. C. r. Soc. Biol., *1*.

Birkholz E., 1931. Wundreiz und Kernveränderung. Protoplasma, *13*, 282.

Bolzer E., 1924. Über die Theorie der Protoplasmaströmung (Vortrag in der Ges. für Morph. und Phys., München, 15. VII. 1924). Klinische Wochenschrift, *3*, 1789.

Bünning E., 1926. Untersuchungen über die Reizleitung und Reizreaktion bei traumatischer Reizung von Pflanzen. Bot. Arch., *15*, 4.

Ewart A. J., 1903. On the Physics and Physiology of Protoplasmic Streaming in Plants. Oxford.

Gellhorn E., 1929. Das Permeabilitätsproblem. Monogr. aus dem Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen uad Tiere. Berlin.

Gicklhorn J. und Möschel Leop., 1930. Vitalfärbung und Vakuolenkontraktion an Zellen mit stabilem Plasmaschaum. Protoplasma, *9*, 521.

Haberlandt G., 1887. Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei Pflanzen. Jena.

— 1924. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig.

Haecker V., 1893. Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderung, II. Teil. Arch. für mikr. Anat., *42*, 279.

Heidenhain M., 1907. Plasma und Zelle I. Allg. Anat. der lebenden Masse, Lief. 1. Die Grundlagen der mikr. Anat. Die Kerne, die Zentren und die Granulalehre. Jena.

Heitz E., 1931. Die Ursache der gesetzmäßigen Zahl, Lage, Form und Größe der pflanzlichen Nukleolen. Planta, *12*. 775.

Jörgensen M., 1913. Zellstudien, I. Teil. Morphol. Beiträge zum Problem des Eiwachstums. Arch. für Zellforschung, *10*, 1.

Konopka K., 1930. Die Rolle des Kerns bei Verdauung, Sekretion und Reizbewegung bei *Drosera rotundifolia*. Schriften der Königsberger gelehrten Ges., nat. Kl., *7*, Heft 2.

— und Ziegenspeck, 1929. Die Kerne der *Drosera*-Tentakeln und die Fermentbildung. Protoplasma, *7*, 62.

Küster E., 1929. Pathologie der Pflanzenzelle, I. Pathologie des Protoplasmas. Berlin.

Lehmann O., 1917. Die Lehre von den flüssigen Krystallen und ihre Beziehung zu den Problemen der Biologie. Ergebnisse der Physiologie (Asher und Spiro), *16*, 255.

Lidforss Bengt., 1908. Über kinoplasmatische Verbindungsfäden zwischen Zellkern und Chromatophoren. Lunds Univ. Årsskr., N. F., Afd. 2, *4*, Nr. 1.

— 1915. Protoplasma. In: Kultur der Gegenwart, III., Abt. 4, *1*, 218.

Liesegang R. Ed., 1928. Biologische Kolloidchemie. Wissenschaftlicher Forschungsberichte, *20*.

Linsbauer K., 1929. Untersuchungen über Plasma und Plasmaströmung an *Chara*-Zellen. Protoplasma, *5*, 563.

Luehr W., 1928. Ein Beitrag zur Kenntnis der Vorgänge in sich differenzierenden und streckenden Pflanzenzellen. Bot. Arch., *21*, 116.

Meyer A., 1920. Morphologische und physiologische Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere. I. Teil. Jena.

Montgomery, 1898. Comparative Cytological Studies, with especial Regard to the Morphology of the Nucleolus. Journ. of Morph., *15*.

Péterfy T. und Yamaha G., 1931. Die Wirkung des mechanischen Drucks auf das Protoplasma der *Nitella*-Zelle. Protoplasma, *12*, 279.

Rosen F., 1892. Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzelle, I. Über tinktionelle Unterscheidung verschiedener Kernbestandteile und der Sexualzellen. Cohn's Beiträge zur Biologie, *5*, 443.

Runnström John, 1929. Über die Veränderung der Plasmakolloide bei der Entwicklungserregung des Seeigeleis. II. Teil. Protoplasma, *5*, 201.

Scarth G. W., 1927. The structural Organization of Plant Protoplasm in the Light of Micrurgy. Protoplasma, *2*, 189.

Schaede R., 1931. Über einige Probleme der Kernteilung. Cohn's Beiträge Biologie, *19*, 141.

Solereder H., 1899. Systematische Anatomie der Dikotyledonen. Stuttgart.

Tiegs O. W., 1928. Surface Tension and the Theory of Protoplasmic Movement. Protoplasma, *4*, 88.

Tischler G., 1921/22. Allgemeine Pflanzenkaryologie. In: Linsbauer, Handbuch der Pflanzenanat., *2*, Berlin.

Volkens G., 1887. Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. Berlin.

Zacharias E., 1885. Über den Nucleolus. Bot. Ztg., *43*, 257.

Zimmermann A., 1896. Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. Jena.